Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, 126 (3-4): 212-236, 15-XII-1985

CESARE F. SACCHI (*)

RECHERCHES SUR L'ECOLOGIE COMPAREE DE *LITTORINA OBTUSATA* (L.) ET DE *L. MARIAE* SACCHI & RAST. DANS LA RIA DE AROSA, ESPAGNE NORD-OCCIDENTALE

II. LES EPIBIONTES ANIMAUX

(*Gastropoda Prosobranchia*)

Riassunto. — *Ricerche sull'ecologia comparata dei Prosobranchi intermareali* Littorina obtusata *e* L. mariae *della Rìa de Arosa (Spagna nordoccidentale). II. L'epibiosi animale.*

Quattordici specie di macrorganismi animali epibionti sono state trovate in rìa de Arosa sulle Littorine viventi. L'epibiosi è più frequente su *L. mariae*, tranne che per *Elminius modestus* (fig. 4, tab. V) molto più comune su *L. obtusata*. Su un maschio di *L. mariae* morfa *olivacea* vivente nell'insolito ambiente (prateria di *Zostera*) della staz. *34*, si sono rinvenuti ben 76 individui di *Janua pagenstecheri* (fig. 3, tab. IV). Gli epibionti, tranne i Briozoi (fig. 1, tab. I e II) si distribuiscono inegualmente tra le morfe di colore delle Littorine; in particolare, *J. pagenstecheri* (figg. 2 e 3, tabb. IV e V) sembra evitare le morfe gialle di *L. mariae* e preferire, in entrambe le specie, le tinte verdastre e brunicce delle morfe *olivacea* e *reticulata*. Non si notano differenze significative tra i sessi degli ospiti, mentre il fenomeno dell'epibiosi ha bassissime frequenze sui giovani, suggerendo così un'ugual durata di vita nei due sessi di entrambe le Littorine (tabb. VI e VII). Fatto finora non riscontrato altrove, più specie di epibionti possono convivere su di un'unica conchiglia, fino al massimo, su femmina di *L. mariae olivacea*, di quattro specie diverse di Briozoi, *J.pagenstecheri* ed *E. modestus* sulla stessa conchiglia (tab. VIII). L'alto livello trofico delle acque litorali della rìa de Arosa è presumibilmente responsabile d'un tasso di epibiosi localmente eccezionale.

Parole chiave: Littorina, ecologia comparata, epibiosi, rìa Arosa, Spagna.

(*) Dipartimento di Genetica, Sezione Ecologia. Piazza Botta, 10, I-27100 Pavia.
Recherche en partie réalisée avec une contribution du M.P.I. italien (40% national).

Abstract. — *Investigations into comparative ecology of the intertidal Prosobranch Gastropods* Littorina obtusata *and* L. mariae *from the Rìa de Arosa (NW Spain). II. Fouling animals on the shells of living Molluscs.*

Fourteen species of epibiotic animals were found on the shells of living *Littorina obtusata* and *L. mariae* (see figs 1-4 and Tables I-VIII). Fouling was more frequent on *L. mariae*, but the barnacle *Elminius modestus*, which was very seldom found on this species, is common on *L. obtusata*. One male *L. mariae* morph *olivacea*, from the *Zostera* bed at Station *34*, carried as many as 76 individuals of *Janua pagenstecheri* (Polychaeta, Serpuloidea). Different colour morphs were differently infested with epibionts and in particular *J. pagenstecheri* seemed to avoid the yellow morphs of *L. mariae*, and to prefer the greenish and brown colours of the *olivacea* and *reticulata* morphs of both *Littorina* species. No difference in infestation between the sexes was observed, and young specimens were usually free of epibionts, which suggests that the life span of the two sexes is the same. Several different epibiotic species were sometimes found on the same shell, as it has not been observed before (see Table VIII) the largest number being four different species of Bryozoa with *J. pagenstecheri* and *E. modestus*, all on a single shell of *L. mariae* morph *olivacea* at Station *35-b*. Such exceptionally high fouling rates are presumably due to the high trophic level in the Rìa de Arosa.

Key words: Littorina, comparative ecology, epibionts, rìa Arosa, Spain.

Resumen. — *Investigaciòn sobre la ecologìa comparada de los Gasterópodos Prosobranquios intermareales* Littorina obtusata *y* L. mariae *en Rìa de Arosa (Galicia). II. Epibiosis animal.*

En la rìa de Arosa, la frecuencia de epibiontes animales macroscópicos sobre le concha de indivìduos vivos de *L. obtusata* y de *L. mariae* es particularmente elevada, habiéndose encontrado hasta ahora 14 especies. En las figuras de la 1 a la 4, y en los cuadros de I a VIII se da la distribuciòn por estaciones, por sexos y morfas de los epibiontes màs frecuentes, resultando desigual la distribuciòn para las dos Littorinas; es mayor en *L. mariae*, sobre todo por la intervenciòn de la poblaciòn excepcional de la estaciòn *34*, donde *Janua pagenstecheri* abunda de modo extraordinario, llegando hasta 76 Spiròrbidos por concha. Sin embargo, *Elminius modestus* se encuentra casi sòlo en *L. obtusata*. La distribuciòn resulta también desigual entre las morfas, con mayor abundancia en las morfas *olivacea* y *reticulata*; por lo contrario es muy parecida para los dos sexos de Littorinas. Como de ordinario, apenas si hay epibiontes en los indivìduos jòvenes, lo cual sugiere que la duraciòn de vida es sensiblemente igual para machos y hembras adultos. Algo que no se ha encontrado en otras partes, es que se presenten a veces varias especies de epibiontes animales sobre la misma concha. Aquì as frecuente, sobre todo el que convivan *J. pagenstecheri* con Briozoos. En la estaciòn *35-b* alcanza este fenómeno su màxima expresiòn, con 4 especies diferentes de Briozoos, *J. pagenstecheri* y *Elminius modestus* conviviendo sobre un mismo indivìduo, a saber: una hembra *olivacea* de *L. mariae*. Es probable que el elevado trofismo de la rìa de Arosa tenga que ver con la presencia de una fauna de epibiontes tan rica.

Palabras llave: Littorina, ecologìa comparada, epibiontes, rìa Arosa, España.

1. - Introduction.

L'écologie des épibiontes animaux fixés sur les coquilles vivantes de *L. obtusata* et de *L. mariae* a été étudiée suivant les techniques exposées dans une recherche précédente (SACCHI, 1970). Nous renvoyons à cette note pour les prémisses générales, encore valables. Les données d'Arosa sont présentées et discutées ici par la même méthode, afin de faciliter les comparaisons et de rendre plus homogènes les conclusions.

Parmi les algues microscopiques, bien plus fréquentes sur les coquilles que les épibiontes animaux, c'est surtout la Chlorophycée endolithique *Tellamia contorta* Batters (Chaetophoracées) qui l'emporte partout. En quelques stations elle se confirme comme relativement plus répandue sur *L. obtusata,* alors qu'en d'autres elle recouvre également des *L. mariae* adultes, et de jeunes individus. Sa densité est souvent telle que, sur la grève, on arrive difficilement à distinguer les morphes *citrina* des *olivacea,* les unes et les autres présentant une teinte verte uniforme: c'est notamment le cas des stations étudiées sur la côte nord-est de la rìa. Une telle abondance est probablement en rapport avec le trophisme élevé de ses eaux, que nous retrouverons plus loin. Les incrustations en forme de taches gris-bleuâtre dues à des Cyanobactéries, dont *Plectonema,* sont au contraire plus communes sur le secteur moyen de la côte est, depuis la station *2* jusqu'à la station *16* (SACCHI, 1984). Les taches brun-rouille constituées par *Ralfsia verrucosa* (Areschberg) (Ectocarpales) ont été surtout mises en évidence dans les stations *14, 20, 24, 30, 34* et *35-a.* Dans la station *35-b* deux femelles *citrina* de *L. mariae* portaient dans a région apicale de la coquille l'une deux, l'autre trois minuscules thalles de *Melobesia* sp.

Les cas d'épibiose avec des algues macroscopiques non encroûtantes sont naturellement plus rares. Quelques thalles très jeunes de *Fucus* cfr. *vesiculosus* (L.) sur *L. obtusata,* parfois associées à des Ulvacées également minuscules (Stat. *23*); un seul cas avec *Rhodymenia,* encore avec une Ulvacée (Stat. *17,* sur une femelle *olivacea* de *L. obtusata*). Moins rares les Ulvacées (*Enteromorpha* sp.): sur *L. obtusata* dans les stations *13, 35-b, 0*; sur *L. mariae* dans les stations *17* et *23*; sur les deux espèces dans la stat. *20.* La stat. *34* a livré de nombreuses *L. mariae* couvertes en partie par des plantules d'algues macroscopiques trop jeunes pour être déterminées, appartenant aux Chlorophycées: peut-être encore des *Enteromorpha.* Un peu partout, on retrouve enfin sur les coquilles plusieurs espèces banales de Diatomées (SACCHI, 1984).

2. - Les épibiontes macroscopiques animaux.

Quatorze espèces ont été déterminées, à savoir:

CNIDARIA

Hydrozoa - Thecata

Fam. Campanulariidae
Laomedea flexuosa Hincks

Fam. Sertulariidae
Dynamena pumila (L.)

ENTOPROCTA

Fam. Pedicellinidae
Pedicellina cerna (Pallas)

BRYOZOA

Cheilostomata - Ascophora

Fam. Cryptosulidae
Cryptosula pallasiana (Hall.)

Fam. Microporellidae
Haplopoma graniferum (Johnston)
Haplopoma bimucronatum (Moll)

Fam. Scruparidae
Scruparia chelata (L.)

Ctenostomata

Fam. Flustrellidridae
Flustrellidra hispida (Fabr.)

Fam. Vesiculariidae
Bowerbankia gracilis (Leidy)

ANNELIDA

Polychaeta - Serpulomorpha

Fam. Serpulidae
Pomatoceros triqueter (L.)

Fam. Spirorbidae
Janua pagenstecheri (Quatrefages)
Spirorbis rupestris Gee & Knight-Jones

ARTHROPODA

Crustacea - Cirripedia

Fam. Balanidae
Elminius modestus Darwin
Balanus cfr. *perforatus* Brug.

Bien que l'on doive ajouter à cette liste de rares Nématodes et Ciliés sédentaires, mélangés un peu partout au périphyton de Diatomées, c'est donc surtout la relative richesse en faune macroscopique qui rend intéressante l'étude de l'épibiose sur les Littorines d'Arosa.

Je remercie vivement, pour leur collaboration en systématique, Mmes Carla Morri et Anna Occhipinti, de notre laboratoire, et M. Carlo N. Bianchi, du Laboratoire de Biologie marine de l'ENEA, à La Spezia.

Les tableaux de I à VII contiennent les données relatives aux présences des épibiontes les plus communs. Quant aux autres, *Dynamena pumila* n'a été trouvée que deux fois: sur une *L. obtusata olivacea* de la stat. *2* et sur une *L. mariae citrina* de la stat. *35-b*, associée dans ce dernier cas sur la même coquille avec une colonie de *Cryptosula pallasiana*. *Laomedea flexuosa* est installée sur trois *L. obtusata* de la stat. *33* (deux mâles *olivacea* et une femelle *reticulata*: sur celle-ci avec *Flustrellidra hispida*). Une seule trouvaille également de *Pedicellina cernua,* ac-

compagnant *Holcopoma graniferum* et *Bowerbankia gracilis* sur une *L. mariae* morphe *citrina* de la stat. *35-b*; d'un fragment de jeune tube de *Pomatoceros triqueter* (sur *L. obtusata reticulata,* encore dans la riche station *35-b*); de *Spirorbis rupestris* (*L. mariae citrina,* stat. *35-a*) et d'un tout jeune *Balanus* cfr. *perforatus,* fixé à la base de la columelle d'une *L. obtusata olivacea* (stat. *35-b*). Enfin, deux restes indéterminables de Spirorbes sénestres viennent de la stat. *31*: sur une *L. mariae* morphe *citrina,* et sur une jeune *reticulata,* probablement appartenant à l'espèce *L. obtusata.*

Les quatre figures offrent un résumé de ces présences, condensées également, pour les épibiontes les plus fréquents, dans le tableau VI.

TABLEAU I. — BRYOZOAIRES: *L. obtusata.*

Sexe	MM					FF					TOT.				
St.	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*
19	—	—	—	—	—	—	2	—	—	*2*	—	2	—	—	*2*
20	—	6	—	—	*6*	—	4	—	—	*4*	—	10	—	—	*10*
30	—	—	1	—	*1*	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*
33	—	2	—	—	*2*	1	—	2	—	*3*	1	2	2	—	*5*
35a	—	6	10	—	*16*	—	4	3	—	*7*	—	10	13	—	*23*
35b	3	3	2	1	*9*	—	4	5	1	*10*	3	7	7	2	*19*
TG	*3*	*17*	*13*	*1*	**34**	*1*	*14*	*10*	*1*	**26**	*4*	*31*	*23*	*2*	**60**

TABLEAU II. — BRYOZOAIRES: *L. mariae.*

Sexe	MM					FF					TOT.				
St.	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*
20	5	3	1	—	*9*	1	9	—	—	*10*	6	12	1	—	*19*
31	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
35a	—	2	2	—	*4*	1	3	—	—	*4*	1	5	2	—	*8*
35b	10	16	13	2	*41*	13	29	2	2	*46*	23	45	15	2	*87*
TG	*16*	*21*	*16*	*2*	**55**	*15*	*41*	*2*	*2*	**60**	*31*	*62*	*18*	*4*	**115**

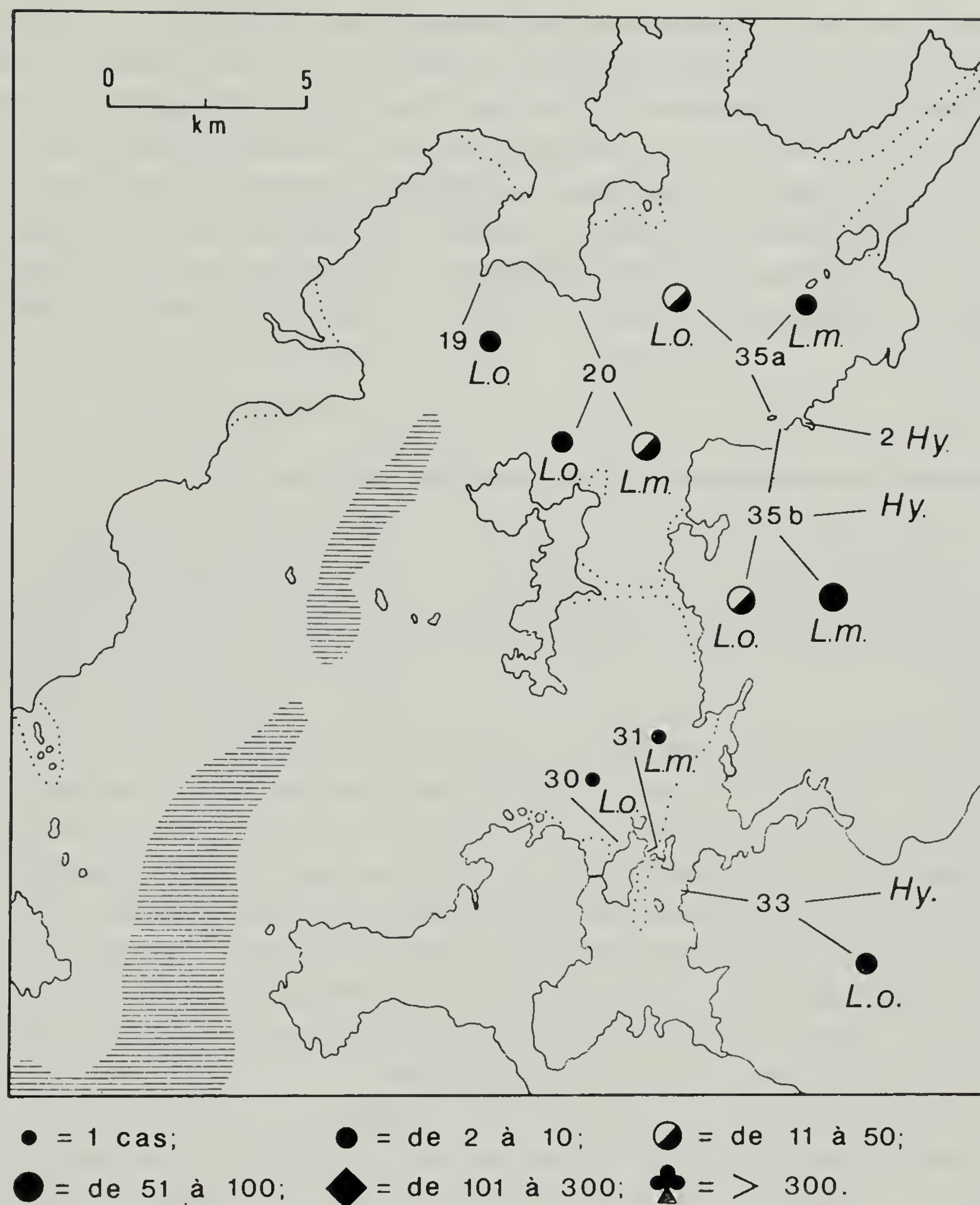


Fig. 1. — Carte schématique de la Rìa de Arosa, indiquant la distribution de l'épibiose à Bryozoaires sur *L. obtusata* (*L.o.*) et sur *L. mariae* (*L.m.*) *Hy.* = présence d'Hydroïdes épibiontes. Les hachures indiquent les profondeurs de plus de 50 mètres. Voir tableaux I et II.

Par simplicité, les tableaux I, II, VI et VII, et la fig. 1, se réfèrent aux Bryozoaires dans leur ensemble. Les différentes espèces de ce phylum se distribuent en détail de la manière suivante: *C. pallasiana*, dans les stations *19*, *35-a* et *35-b*; *H. graniferum* en *20*, *35-a* et *35-b*; *H. bimucronatum* en *35-a*; *S. chelata* en *35-b*; *Flustrellidra hispida* dans les stations *19*, *33*, *35-a*, *35-b*; *B. gracilis* en *20*, *30*, *31* et *35-b*.

Les *symboles utilisés dans les tableaux* pour distinguer les morphes sont ceux de notre contribution précédente sur Arosa (SACCHI, 1984). Toutefois, le faible nombre d'individus intéressés par l'épibiose dans les classes moins fréquentes a conseillé de grouper celles-ci dans une catégorie unique, celle des morphes « diverses », symbolisées par un « d ». Une exception a été faite pour le tableau VIII, à cause de l'intérêt particulier que présentent les phénomènes d'épibiose multiple. Dans ce tableau, les classes plus rares sont traitées séparément (*alb* = *albescens*; *f* = *fusca*).

3. - Écologie des épibiontes et distribution des Littorines.

a) *Localisation des épibiontes dans la rìa.* Toutes les espèces de la liste précédente sont communes dans les niveaux intermaréaux et dans les milieux habités par les Littorines, à Arosa comme ailleurs. Cette liste comprend tous les épibiontes déjà trouvés à Vigo (SACCHI, 1964 et 1970) à l'exception du Bryozoaire Chéilostome Ascophore *Celleporella hyalina* (L.), autrefois classé comme *Hippothoa hyalina.* Ce Bryozoaire avait été signalé deux fois, à Roscoff et dans la rìa de Vigo, toujours sur *L. mariae.* Dans la rìa de Arosa il est fréquent sur plusieurs algues, y compris *Fucus vesiculosus* (L.) (BIANCHI *et alii,* en prép.) et sur les coquilles vivantes de *Mytilus* cfr. *galloprovincialis* Lam. *sensu* FIGUERAS (1982).

A la liste des épibiontes d'Arosa manque également *Botryllus schlosseri* (Pallas), Ascidie composée trouvée une seule fois, à Roscoff, sur une *L. mariae* (SACCHI, 1970). *B. schlosseri* est toutefois peu commun sur les grèves intermaréales de la rìa de Arosa.

Encore sur *L. mariae* avaient été signalés à Roscoff deux autres Bryozoaires non retrouvés à Arosa comme épibiontes ni sur cette espèce, ni sur *L. obtusata*: il s'agit d'*Alcyonidium hirsutum* (Fleming) et d'*Electra pilosa* (L.). A Arosa, l'espèce plus euryèce *A. polyoum* (Hassab.) vit dans les stations à *L. mariae,* mais sur *F. vesiculosus,* alors qu'*Electra pilosa* peuple des substrats plus variés.

Aucun Bryozoaire n'a été trouvé dans la station *34,* où pullulent les *Janua pagenstecheri,* alors que dans le milieu très semblable des îles Cies nous avions signalé (1964, 1970) plusieurs coquilles de *L. obtusata* portant des colonies de *Bowerbankia gracilis,* les recouvrant parfois entièrement. Successivement, il est vrai, cet épibiose a fini par disparaître (1976, 1980): de telles apparitions soudaines, suivies d'une disparition plus ou moins rapide sont d'ailleurs fréquentes en milieu confiné, assujetti au hasard de la vivification marine.

L'absence d'*Elminius modestus* dans la prairie à Zostéracées de cette même station *34* n'a, au contraire, rien de surprenant. L'unique présence de cette balane intéresse une *L. obtusata* non dans la prairie, mais dans une touffe de *F. vesiculosus* ancrée sur une pierre isolée au milieu d'un fond sablo-vaseux nu, plus près du rivage. Dans la lagune des Cies non plus aucun cas d'épibiose à *Elminius* n'a jamais été constaté. Les feuilles minces et souples des *Zostera* enracinées sur fond incohérent, ne peuvent offrir un substrat convenable à cette petite balane adventice, à la base faible, large et membranacée, si facile à détacher.

Les tableaux et les figures indiquent d'une manière évidente que les épibiontes animaux n'intéressent les Littorines du groupe *obtusata* que dans les secteurs de grève calmes, écartés des profondeurs maximales de la rìa, surtout les secteurs nord-ouest et sud-est, en milieu suffisamment éloigné des estuaires. Ce sont également les secteurs où ces salissures marines connaissent leur développement optimal sur les substrats cohérents les plus divers. Une localisation semblable avait été mise en évidence pour la rìa de Vigo.

b) *Fréquence de l'épibiose sur* L. obtusata *et* L. mariae. L'épibiose animale macroscopique sur les coquilles de ces Littorines n'est pas un phénomène commun, ni à Arosa ni ailleurs, même s'il s'agit d'espèces très eurytopes (voir les tableaux VI et VII). *Elminius modestus* ne se fixe pratiquement que sur *L. obtusata*, confirmant ainsi une tendance déjà connue (SACCHI, 1970). Une telle préférence peut être reliée à la moindre présence de *L. mariae*, plus rhéophile, sur les grèves abritées et longuement découvertes, habituellement colonisées par la balane, à l'intérieur des limites précisées au point précédent (fig. 4, tableau V).

Au contraire, *Janua pagenstecheri* s'installe sur les deux Littorines, mais dans la rìa de Arosa elle est plus commune sur *L. mariae* (figs 2 et 3, tableaux III et IV). La différence interspécifique des fréquences, éprouvée par le χ^2, est significative ($P < 0{,}001$) même si l'on soustrait du total, pour *L. mariae*, les données relatives à la station « exceptionnelle » *34* (SACCHI, 1984) où ce Spirorbe abonde soit sur les coquilles de tous les Gastéropodes présents, soit sur leurs substrats végétaux. La tendance de *J. pagenstecheri* vers *L. mariae* n'est pas une nouveauté (SACCHI, 1970). Toutefois dans la rìa de Vigo, en 1963, ce Spirorbe, erronément déterminé alors comme *J. corrugata*, était plus fréquent sur *L. obtusata* (SACCHI, 1964). L'exception disparaissait en soustrayant du total de Vigo les données relatives au milieu confiné à Zostéracées, analogue à la stat. *34* d'Arosa, également surpeuplé en *J. pagenstecheri*, mais habité par *L. obtusata* e non par *L. mariae* (lagune des îles Cies).

TABLEAU III. — *Janua pagenstecheri: L. obtusata.*

Sexe	MM					FF					TOT.				
St.	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*
3	—	1	—	—	*1*	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*
5	1	—	—	—	*1*	—	1	—	—	*1*	1	1	—	—	*2*
6	—	—	1	—	*1*	—	—	2	—	*2*	—	—	3	—	*3*
10	—	1	—	—	*1*	—	—	1	—	*1*	—	1	1	—	*2*
12	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*	—	1	—	—	*1*
13	—	1	—	—	*1*	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*
19	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*	1	—	—	—	*1*
20	—	5	1	—	*6*	2	2	—	—	*4*	2	7	7	—	*10*
21	—	—	—	—	—	1	1	—	—	*2*	1	1	—	—	*2*
26	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
28	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*	—	—	1	—	*1*
29	—	3	1	—	*4*	—	1	2	—	*3*	—	4	3	—	*7*
30	—	1	—	—	*1*	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*
31	—	2	—	—	*2*	—	1	2	—	*3*	—	3	2	—	*5*(*)
32	—	3	3	—	*6*	—	3	1	—	*4*	—	6	4	—	*10*
35a	2	9	14	—	*25*	6	15	19	—	*40*	8	24	33	—	*65*
35b	2	11	12	2	*27*	4	17	9	3	*33*	6	28	21	5	*60*
36	—	3	1	1	*5*	—	3	3	—	*6*	—	6	4	1	*11*
TG	*6*	*40*	*33*	*3*	**82**	*14*	*45*	*40*	*3*	**102**	*20*	*85*	*73*	*6*	**184**

(*) Plus un mâle *reticulata* portant un Spirorbe sénestre indéterminable.

Les Bryozoaires, considérés dans leur ensemble (fig. 1, Tableaux I et II) montrent à leur tour une préférence significative ($P < 0{,}001$ encore une fois) pour *L. mariae.* La relative rhéophilie de cette Littorine, qui toutefois à Arosa habite fréquemment des grèves riches en ressources alimentaires pour des animaux microphages et détritivores, doit évidemment être prise en considération à ce sujet.

Les différences de taille entre *L. obtusata* et *L. mariae,* qui joueraient en faveur de l'espèce plus grosse, n'ont aucun rôle décisif.

L'époque de reproduction des épibiontes coïncide sensiblement, même à Arosa, avec celle des Littorines. En automne 1983, tandis que les Gastéropodes s'accouplaient et pondaient, un peu partout, jusque

Tableau IV. — *Janua pagenstecheri: L. mariae.*

Sexe	MM					FF					TOT.				
St.	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*
9	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
2	1	—	—	—	*1*	1	1	—	—	*2*	2	1	—	—	*3*
8	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
9	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*	1	—	—	—	*1*
0	1	5	—	—	*6*	6	9	1	—	*16*	7	14	1	—	*22*
0	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
31	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*	1	—	—	—	*1*
34	—	511	—	—	511	—	429	—	—	*429*	—	940	—	—	*940*
35a	2	16	5	—	*23*	7	21	6	—	*34*	9	37	11	—	*57*
35b	30	51	26	10	*177*	54	72	14	21	*161*	84	123	40	31	*278*
TG	*37*	*583*	*31*	*10*	**661**	*70*	*532*	*21*	*21*	**644**	*107*	*1115*	*52*	*31*	**1305**

sur leurs coquilles, on a trouvé des *Laomedea* avec gonothèques, des Bryozoaires ovicellés, des *Janua pagenstecheri* incubantes. Il est d'ailleurs connu que, sur les grèves atlantiques, le cycle d'activité est pratiquement continu non seulement chez les Littorines du groupe *obtusata*, mais aussi chez *Janua pagenstecheri* et *Elminius modestus* (Nelson-Smith, 1967; Southward & Crisp, 1963).

c) *Epibiose et couleur de la coquille. Elminius modestus* ne semble préférer aucune des morphes chromatiques de *L. obtusata.* Si on applique le calcul du χ^2 à la différence des fréquences entre les individus porteurs d'épibiontes et les individus libres, pour les quatre classes de morphes adoptées, on obtient une *P* voisine de 0,50. La probabilité *P* que les différences constatées soient uniquement fortuites demeure élevée si l'on applique ce test statistique, pour chaque classe de morphes, aux différences entre fréquences trouvées et fréquences attendues d'après la fréquence de chaque classe sur le total de la population intéressée (tableau V). On obtient une valeur de *P* comprise entre 0,90 et 0,80 pour *citrina*; voisine de 0,90 pour *olivacea*, de 0,50 pour *reticulata*, et comprise entre 0,50 et 0,30 pour la classe des « diverses ». La tendance à éviter les morphes claires, qui paraissait se manifester en d'autres localités (Sacchi, 1970) ne se confirme donc pas pour la rìa de Arosa.

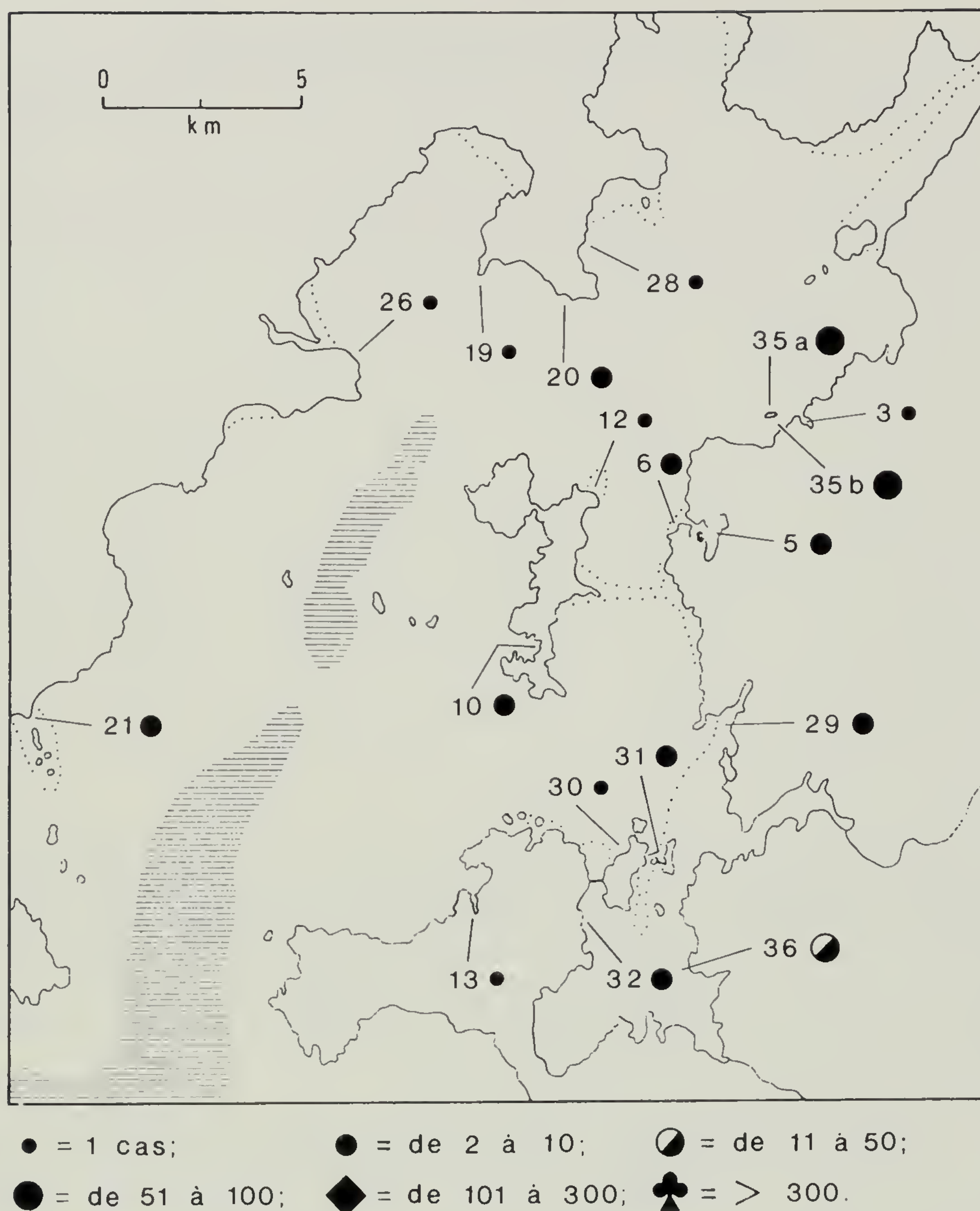


Fig. 2. — Distribution de l'épibiose à *Janua pagenstecheri* sur *L. obtusata*. Voir tableau III.

Il en est autrement pour *J. pagenstecheri*. Si l'on compare les fréquences des individus portant sur leurs coquilles ce Spirorbe, dans les quatre classes chromatiques, l'on obtient une $P < 0{,}001$ tant pour *L. obtusata* que pour *L. mariae*, que l'on comprenne ou non, pour cette dernière, la stat. *34*. La comparaison, à l'intérieur de chaque classe, entre fréquences trouvées et attendues, conduit à une P significative pour *L. obtusata*, dans les classes *olivacea* ($P \sim 0{,}001$) et *reticulata*



Fig. 3. — Distribution de l'épibiose à *Janua pagenstecheri* sur *L. mariae* et sur de jeunes individus (j). *Sp.* = épibiose à Spirorbes sénestres, Voir tableaux IV et VII.

($P < 0{,}001$), alors que les différences ne sont significatives ni pour *citrina* ($0{,}90 > P > 0{,}80$) ni pour les morphes diverses ($P \sim 0{,}90$). Il y a donc un excès d'épibiose dans la classe *reticulata,* et un déficit dans *olivacea.*

Chez *L. mariae,* les différences sont nettement significatives tant pour le déficit de *citrina* que pour l'excès d'*olivacea* ($P < 0{,}001$ dans les

TABLEAU V. — *Elminus modestus: L. obtusata.*

Sexe	MM					FF					TOT.				
St.	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*	c	o	r	d	*T*
3	2	1	1	—	*4*	—	1	1	—	*2*	2	2	2	—	*6*
5	—	1	—	—	1	1	1	—	—	*2*	1	2	—	—	*3*
6	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*	—	1	—	—	*1*
7	—	—	1	—	*1*	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*
8	1	2	1	—	*4*	1	7	3	—	*11*	2	9	4	—	*15*
12	—	1	—	—	*1*	—	1	—	—	*1*	—	2	—	—	*2*
13	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*	—	—	1	—	*1*
15	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*	—	—	1	—	*1*
16	1	—	—	—	*1*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*
17	—	1	—	—	*1*	—	1	—	—	*1*	—	2	—	—	*2*
18	—	—	1	—	*1*	—	—	—	—	—	—	—	1	—	*1*
19	—	1	—	—	*1*	—	—	—	—	—	—	1	—	—	*1*
23	—	3	—	—	*3*	—	3	—	—	*3*	—	6	—	—	*6*
27	—	2	—	—	*2*	—	1	—	—	*1*	—	3	—	—	*3*
29	—	3	8	—	*11*	1	7	4	1	*13*	1	10	12	1	*24*
33	—	13	2	—	*15*	1	9	3	1	*14*	1	22	5	1	*29*
34	—	—	—	—	—	1	—	—	—	*1*	1	—	—	—	*1*
36	1	8	2	—	*11*	—	4	1	1	*6*	1	12	3	1	*17*
TG	*5*	*36*	*16*	—	**57**	*5*	*36*	*14*	*3*	**58**	*10*	*72*	*30*	*3*	*115*(*)

(*) Plus trois femelles de *L. mariae*: une *citrina* et une *fasciata* à fond *olivacea* de la station *7*, et une *olivacea* à épibiose multiple de la station *35b*.

deux cas). Elles sont peu significatives pour *reticulata* (0,10 > *P* > 0,05) et non significatives pour les morphes diverses (0,30 > P > 0,20). Si l'on exclut la population « exceptionnelle » de la stat. *34*, monomorphe pour *olivacea*, le total des individus avec *J. pagenstecheri* se réduit à 365 sur un total général de 3012. Le déficit trouvé pour *citrina* (29,3 % contre 51,9 attendu) et l'excès d'*olivacea* confirment leur signification statistique, peu atténuée (P < 0,001 encore une fois, dans les deux cas) alors que l'excès de *reticulata* devient significatif (*P* ~ 0,01) et le faible excès des morphes diverses ne l'est pas (P ~ 0,70). Ce Spirorbe recherche donc surtout les substrats à teinte verdâtre ou brunâtre, en évitant les teintes

TABLEAU VI. — Epibiose: synthèse par morphes et par sexes (adultes).

Esp.	*L. obtusata*				*L. mariae*			
mo	A	S	*TOT.*	% A	A	S	*TOT.*	% A
	BRYOZOAIRES							
c	4	456	460	0,87	31	621	652	4,75
o	31	2376	2407	1,29	62	603	665	9,32
r	23	656	679	3,39	18	148	166	10,84
d	2	122	124	1,61	4	135	139	2,88
T	60	3610	**3670**	1,63	115	1507	**1622**	7,09
MM	34	1716	1750	1,94	55	713	768	7,16
FF	26	1894	1920	1,35	60	794	854	7,03
	Janua pagenstecheri							
c	20	1221	1241	1,61	107	1456	1563	6,85
o	85	7360	7445	1,14	1115	1202	2317	48,12
r	73	2606	2679	2,73	52	190	242	21,49
d	6	474	480	1,25	31	199	230	13,48
T	184	11661	**11845**	1,55	1305	3047	**4352**	29,99
MM	82	5336	5418	1,51	661	1518	2179	30,34
FF	102	6325	6427	1,59	644	1529	2173	29,64
	Elminius modestus							
c	10	1365	1375	0,73				
o	72	9194	9266	0,78				
r	30	3241	3271	0,92				
d	3	641	644	0,47				
T	115	14441	**14556**	0,79				
MM	57	6337	6394	0,89				
FF	58	8104	8162	0,71				

A = avec épibiose;
S = sans épibiose;
mo = morphe;
Esp. = espèce.

claires. A remarquer que la catégorie des « diverses » comprend ici une majorité de teintes chaudes (29 sur 31). Ces résultats diffèrent des précédents (SACCHI, 1970) car *J. pagenstecheri* ne paraissait auparavant montrer aucune préférence pour les couleurs des Littorines. Toutefois, pour la rìa de Vigo, d'après les données de SACCHI (1964) relatives à

TABLEAU VII. — Epibiose sur jeunes individus.

St.	C	o	r	T
	BRYOZOAIRES			
20	—	1	—	*1*
35a	—	1	—	*1*
35b	—	—	1(*)	*1*
TOT.	—	*2*	*1*	**3**
	J. pagenstecheri			
5	1	—	—	*1*
8	—	—	1	*1*
31	1	—	—	1(**)
35a	1	1	2	*4*
35b	—	—	1(*)	*1*
TOT.	*3*	*1*	*4*	**8**
	E. modestus			
5	1	1	—	*2*
8	1	—	—	*1*
12	—	—	1	*1*
36	—	—	1	*1*
TOT.	*2*	*1*	*2*	**5**
TG	*5*	*4*	*7*	**16**

(*) Individu porteur d'une double épibiose: (*Haplopoma* + *Janua*).
(**) Plus une *citrina* avec des restes d'un Spirorbe sénestre.

l'ensemble des deux espèces, on peut calculer une *P* comprise entre 0,70 et 0,50 pour la catégorie compréhensive des « teintes claires » ; une *P* voisine de 0,10 pour *olivacea*, et de 0,05 pour les « teintes foncées ». L'excès d'*olivacea*, bien que non significatif, révèle une tendance, confirmée en 1972 pour la station *C-5*, la plus peuplée par ces épibiontes.

Quant aux Bryozoaires, la comparaison des fréquences entre les morphes conduit par le χ^2 à une *P* de 0,001 environ. Le calcul, pour chaque classe, entre fréquences attendues et trouvées donne des résultats non significatifs pour le faible déficit de *citrina* ($0,30 > P > 0,20$) et

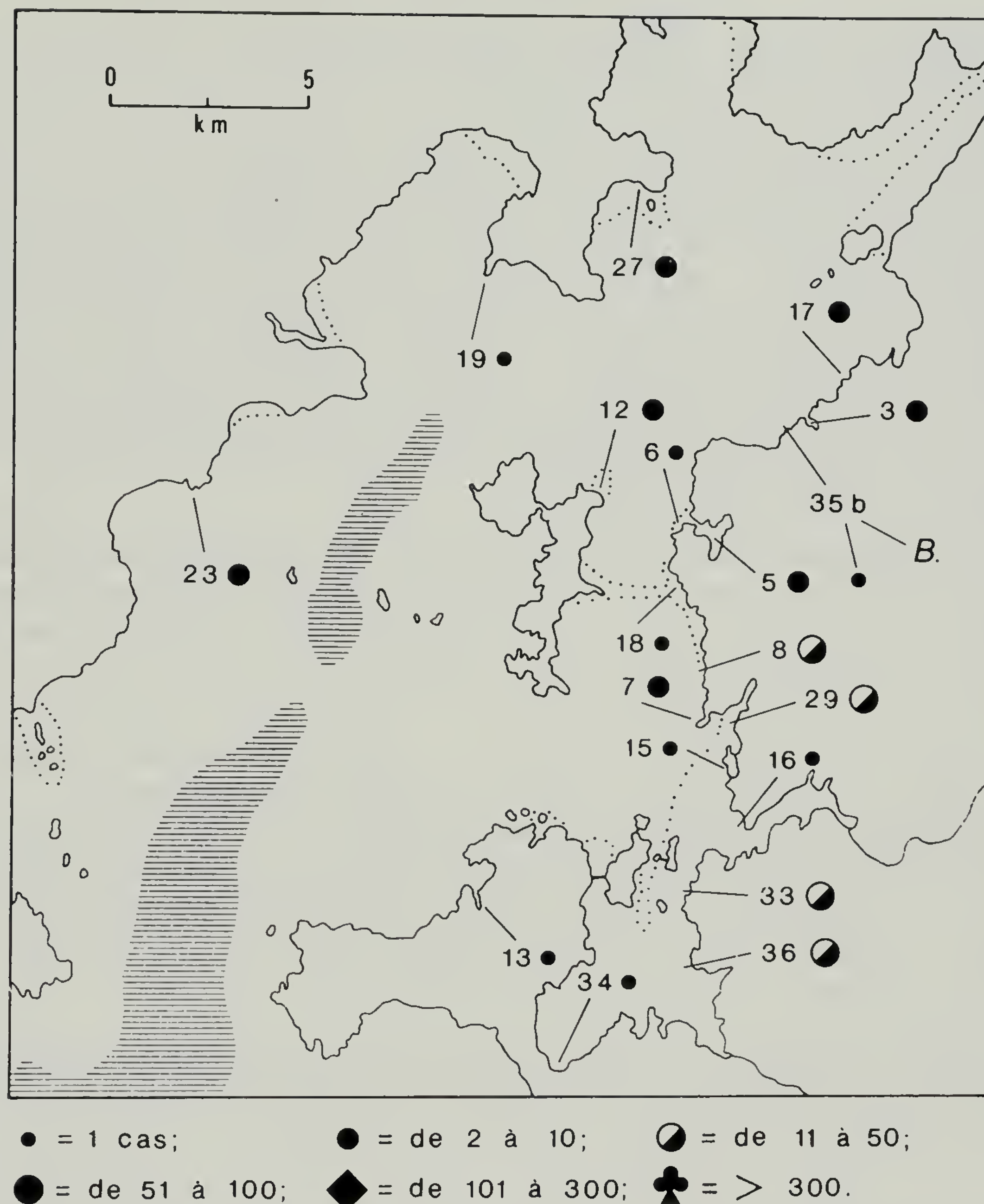


Fig. 4. — Distribution de l'épibiose à *Elminius modestus* sur *L. obtusata* et sur de jeunes individus. *B* = épibiose à *Balanus perforatus*. Les présences de la station *35-b* concernent des *L. mariae*. Voir tableaux V et VII.

d'*olivacea* ($0{,}20 > P > 0{,}10$); significatifs pour l'excès de *reticulata* ($0{,}02 > P > 0{,}01$) alors que les faibles fréquences rencontrées pour les morphes diverses sont pratiquement identiques aux attendues ($P > 0{,}99$!).

Ces calculs regardent *L. obtusata*. Pour *L. mariae*, la comparaison générale entre porteurs d'épibiose et libres donne également une différence significative entre les quatre classes ($P \sim 0{,}001$). Les compa-

raisons entre fréquences attendues et trouvées, classe par classe, donnent les résultats suivants: différence faiblement significative pour le déficit de *citrina* (0,05 > P > 0,02) et pour l'excès d'*olivacea* (*P* ~ 0,05); non significative pour l'excès de *reticulata* (P ~ 0,20) et pour le déficit des morphes diverses, peu nombreuses et toutes à teinte chaude (*P* ~ 0,10).

Les larves des Bryozoaires, en somme, ne semblent pas sensibles aux couleurs des Littorines dans leur choix, plus ou moins libre, du substrat indispensable à leur fixation. D'autre part, les données précédemment réunies sont insuffisantes pour un examen comparatif. La seule station de la rìa de Vigo qui hébergeait en 1963 un certain nombre de *L. obtusata* avec *Bowerbankia gracilis* (encore la stat. *C-5*) reproduisait, dans les adultes porteurs de cet épibionte, le pourcentage par morphes de la population adulte totale présente.

d) *Epibiose et sexe des hôtes.* Aucune différence significative entre sexes n'a pu être mise en évidence, quant au taux d'épibiose, chez les Littorines de la rìa de Arosa. La comparaison entre porteurs et non porteurs de Bryozoaires donne un *P* comprise entre 0,20 et 0,10 pour *L. obtusata*; entre 0,90 et 0,80 pour *L. mariae* (tableau VI). La comparaison entre fréquences rencontrées et fréquences attendues, d'après le rapport des sexes dans le total des populations intéressées, donne une *P* voisine de 0,30 pour la première espèce, et de 0,95 environ pour *L. mariae.* Pour *Janua pagenstecheri,* la comparaison entre porteurs et libres conduit à 0,50 > *P* > 0,30 pour *L. obtusata,* et à 0,70 > *P* > 0,50 pour *L. mariae.* L'autre calcul conduit pour les deux espèces à 0,80 > *P* > 0,70.

Aucune différence significative non plus pour l'épibiose à *Elminius* sur *L. obtusata,* la seule vraiment intéressée par cette balane: 0,30>*P*>0,20 dans la première forme de comparaison, et 0,50>*P*>0,30 dans la seconde.

On ne saurait certes s'attendre à des différences importantes entre ces taux d'épibiose, puisqu'il n'y a de différence importante ni dans l'écologie générale, ni dans la microdistribution sur la grève des sexes. Toutefois, les données de SACCHI (1970) conduisaient à des résultats contradictoires par la simple comparaison entre porteurs et libres: une certaine préférence pour les femelles paraissait s'amorcer, au moins pour *L. mariae.* Mais la comparaison entre fréquences rencontrées et fréquences attendues d'après le rapport des sexes sur le grand total des populations étudiées, réduit encore ces faibles différences; pour *Elminius,* l'on calcule une *P* voisine de 0,30 pour *L. obtusata* et de 0,20 pour *L. mariae*; pour *Janua,* ces valeurs sont de 0,30 > *P* > 0,20 pour *L. obtusata,* et de 0,10 > *P* > 0,05 pour *L. mariae.*

e) *Epibiose et âge des hôtes.* L'épibiose se confirme vraiment exceptionnelle pour les jeunes Littorines (tableau VII). Il n'est pas question ici (SACCHI, 1970) de la surface réduite disponible sur des coquilles juvéniles pour la fixation des salissures: des individus immatures appartenant avec certitude à l'espèce *L. obtusata* sont plus gros que beaucoup de mâles adultes de *L. mariae*, parfois surchargés en épibiontes. Dans la station *34*, c'est précisément un mâle de *L. mariae* morphe *olivacea* qui porte sur sa coquille un maximum de *J. pagenstecheri* (76 Spirorbes!) alors qu'aucun jeune n'y est intéressé par l'épibiose. C'est évidemment l'âge des hôtes, c'est à dire le temps disponible pour la fixation des salissures, qui entre directement en ligne de compte.

Cette constatation est importante, parce que, rapportée aux résultats exposés au point précédent, permet de douter que la durée de vie moyenne des Littorines présente des différences liées au sexe: hypothèse parfois invoquée pour interpréter le dimorphisme sexuel de taille que l'on observe dans le groupe de *L. obtusata.*

4. - Compatibilité entre épibiontes.

a) *Au niveau interspécifique.* C'est en Rìa de Arosa que nous avons constaté pour la première la présence simultanée, sur la même coquille des Littorines, de différentes espèces d'épibiontes animaux.

Quelques associations d'algues et d'animaux avaient déjà été rencontrées un peu partout; mais jamais d'association entre animaux macroscopiques. Le tableau VIII contient les données des épibioses multiples à *Janua pagenstecheri* et à Bryozoaires. Ces cas sont déjà recensés séparément dans les tableaux de I à IV, et indiqués séparément dans les figures de 1 à 4. Les indications suivantes complètent le tableau VIII.

Association entre plusieurs espèces de Bryozoaires:

Station *20*: *Haplopoma graniferum* + *Bowerbankia gracilis* sur 2 femelles de *L. mariae* morphe *olivacea*: l'une avec une colonie de chaque espèce, l'autre avec deux petites colonies d'*Haplopoma* et une de *Bowerbankia*;

Station *35-a*: *H. graniferum* + *Cryptosula pallasiana* sur un mâle de *L. obtusata reticulata*; la même association sur un mâle de *L. mariae olivacea*;

Station *35-b*: la même association sur un mâle *citrina* et une femelle *olivacea* de *L. mariae*; *Cryptosula pallasiana* + *Bowerbankia gracilis* sur une femelle *olivacea* de *L. obtusata.*

Associations diverses:

Station *33*: *Lamomedea flexuosa* + *Flustrellidra hispida* sur une femelle de *L. obtusata reticulata.*

Station *35-b*: *Dynamena pumila* + *Cryptosula pallasiana* sur une femelle de *L. mariae citrina*; *Pedicellina cernua* + *Bowerbankia gracilis* sur un mâle de *L. mariae citrina*; 4 espèces de Bryozoaires (*H. graniferum*; *C. pallasiana, F. hispida* et *B. gracilis*) associées à deux individus de *Janua pagenstecheri* et à un *Elminius modestus*, partiellement recouvert, ainsi que les Spirorbes, par les petites colonies des Bryozoaires, sur une femelle de *L. mariae olivacea.*

On voit que ces associations ont surtout lieu dans les stations les plus frequentées par les Bryozoaires épibiontes sur les Littorines. Ce sont ces envahissantes colonies qui tolèrent donc mieux la coexistence d'autres salissures; ils l'emportent d'ailleurs sur leurs concurrents, qu'ils arrivent parfois à recouvrir entièrement en les étouffant. C'est là un comportement qu'ils montrent un peu partout sur la grève, sur des substrats bien plus typiques et étendus que les petites coquilles de *L. obtusata* et de *L. mariae.*

b) *Au niveau intraspécifique.* Le nombre maximal d'individus, ou d'individus-colonies, épibiontes sur les Littorines d'Arosa est le suivant: *Laomodea flexuosa*: 21 hydrocaules, paraissant appartenir à plusieurs colonies différentes, sur un mâle *olivacea* de *L. obtusata* (Station *33*); Bryozoaires: 4 colonies, appartenant à 4 espèces différentes, sur *L. mariae olivacea* (voir point précédent); 3 colonies, de deux espèces différentes, sur *L. mariae olivacea* encore une fois (voir point précédent); 2 colonies de la même espèce, sur 3 mâles et une femelle *olivacea,* et sur 4 mâles *reticulata* de *L. mariae* (Stat. *35-b*); *Janua pagenstecheri*: 76 Spirorbes sur un mâle de *L. mariae olivacea* de la Stat. *34* (voir point 3-e). Dans cette station, de nombreuses *L. mariae* des deux sexes portent des dizaines de Spirorbes sur leur coquille; ailleurs, le record va à la Stat. *35-b* avec 30 *J. pagenstecheri,* encore sur un mâle *olivacea* de *L. mariae*; concentrées sur la même coquille, les *Janua* ne sont évidemment pas toutes du même âge: on en rencontre côte à côte de très jeunes, à peine métamorphosées, ponctiformes, d'adultes incubantes et de vieux tubes vides, sur lesquels se sont installés à leur tour des Spirorbes vivants.

Le nombre maximal d'*Elminius* est de 4, sur un mâle *olivacea* de *L. obtusata* (Stat. *8*). Les autres épibiontes étaient toujours présents avec un seul individu ou une seule colonie.

D'après mon travail de 1970, les maximums précédents étaient de 9 colonies de *Dynamena pumila* sur *L. mariae* à Roscoff, 18 individus

de *J. pagenstecheri* encore sur *L. mariae* à Roscoff, 2 individus de Spirorbes sénestres, sur les deux Littorines, en Bretagne occidentale et 13 jeunes individus d'*Elminius* sur *L. obtusata* (Pointe de Bindic, rade de Brest). Les autres épibiontes apparaissaient toujours uniques. Au moins pour les salissures à plus large diffusion, *Janua* et *Elminius*, l'on constate donc une relation entre nombre de Littorines intéressées par l'épibiose et densité de fixation sur chaque coquille. Les deux phénomènes sont l'expression d'une même évidente réalité, la haute densité globale du peuplement d'épibiontes sur les grèves environnantes.

c) *Pourcentage de recouvrement maximal des coquilles.* On peut l'estimer à Arosa dans les proportions suivantes:
Laomedea flexuosa: 60% (*L. obtusata*, stat. *33*); *Holcopoma graniferum*: 100% (*L. mariae*, stat. *35-b*); *Bowerbankia gracilis*: 100% (*L. mariae*, encore en *35-b*); *Flustrellidra hispida*: 70% (*L. obtusata*, stat. *33*, et *L. mariae*, encore une fois en *35-b*); autres Bryozoaires: 50%, sur les

Tableau VIII. — Epibiose multiple: Bryozoaires et *J. pagenstecheri*.

Esp.	*L. obtusata*			*L. mariae*		
Morphe	MM	FF	*T*	MM	FF	*T*
	Station 20					
o	1	1	*2*	—	2	*2*
	Station 35a					
o	1	—	*1*	—	1	*1*
r	1	1	*2*	1	1	*2*
T	*2*	*1*	**3**	*1*	*2*	**3**
	Station 35b					
alb.	—	—	—	—	1	*1*
c	—	—	—	4	7	*11*
o	3	1	*4*	9	23(*)	*32*
r	2	2	*4*	7	—	*7*
f	—	1	*1*	—	—	—
T	*5*	*4*	**9**	*20*	*31*	**51**
TG	*8*	*6*	**14**	*21*	*35*	**56**

(*) Un individu avec 4 différentes espèces de Bryozoaires, *Janua pagenstecheri* et *Elminius modestus*.

deux espèces et en différentes stations; *Janua pagenstecheri*: 60% (*L. mariae*, stat. *34*: voir point précédent). Sur *L. obtusata*, ce Spirorbe atteint un maximum de 30% environ en stat. *35-b*, sur une femelle *reticulata* verdâtre, portant 11 Spirorbes, ce qui représente le nombre le plus élevé rencontré sur cette Littorine au cours de la présente recherche. Le recouvrement constaté à Arosa pour *Elminius modestus* atteint son maximum de 40% environ tant sur *L. obtusata* que sur *L. mariae*; mais si sur la première ce recouvrement se doit à 4 balanes (voir point précédent: stat. *8*) sur la seconde un seul grand *Elminius* en est responsable, sur la femelle *olivacea* à épibiose multiple étudiée au point 4-a) (stat. *35-b*). Les autres salissures animales n'atteignent que de faibles valeurs de recouvrement, toujours inférieures à 10% de la surface des coquilles.

La valeur de 100% de recouvrement, constatée ici pour quelques Bryozoaires et déjà remarquée aux îles Cies (Vigo) pour *B. gracilis* (SACCHI, 1970) signifie que toute la surface externe de la coquille de l'hôte est occupée par la colonie épibionte, ne laissant libre que l'ouverture pour l'activité du Gastéropode. Si le recouvrement estimé est élevé, mais inférieur à 100%, la région de la coquille le plus souvent découverte est la partie ventrale, où le frottement exercé par le cou et la surface dorsale du pied de l'hôte est particulièrement intense et fréquent.

Le pourcentage minimal de recouvrement par des Bryozoaires a été remarqué sur un mâle de *L. obtusata reticulata* (stat. *35-b*) avec une seule zoécie de *Cryptosula pallasiana*, fixée, à côté d'une *J. pagenstecheri*, dans la suture du dernier tour de la coquille.

5. - Localisation des épibiontes sur les coquilles.

Environ 90% des *Elminius* et au moins 80% des *Janua* montrent la tendance habituelle à se fixer avant tout sur la région apicale de la coquille. Un certain nombre préfèrent la suture du dernier tour et une minorité se fixe à la base de la coquille. Ces épibiontes choisissent donc, sur les coquilles lisses des Littorines, les régions relativement les moins éloignées de leurs typiques exigences de rugophilie. Le choix de la base columellaire constitue une exception apparente, car, surtout pour de petits organismes comme les Spirorbes, cette base peut former une sorte de dièdre concave avec le corps des Littorines en activité, et, surtout, avec la surface du substrat lorsque les Gastéropodes sont rentrés dans leur coquille. Dans la station *34*, qui regorge de *J. pagenstecheri*, on arrive à compter, sur la région apicale de *L. mariae*, jusqu'à 20 Spirorbes, vivants ou morts, les uns sur les autres. Même là où leur pourcentage de recouvrement est très élevé, les *Janua* commencent surtout de la pointe leur inva-

sion de la coquille; mais lorsque le surpeuplement est excessif, l'on voit Spirorbes et balanes se fixer un peu partout, même sur les plus fortes convexités.

Quant aux Bryozoaires, là où leurs colonies sont encore d'une installation assez récente et limitée pour qu'on puisse en déceler le départ, 70% environ tendent à leur tour à se fixer d'abord sur la pointe, ou dans le sillon de la dernière suture; le reste, en général, choisit le dernier tour. Les localisations près du bord externe du péristome, peut-être attribuables à une attraction trophique exercés sur la larve par les produits du métabolisme des Littorines (SACCHI, 1970) sont assez rares dans la rìa de Arosa.

6. - Comparaison avec d'autres localités.

Appartenance systématique et comportement général des épibiontes confirment par grandes lignes les observations précédentes. Les différences principales sont plutôt d'ordre quantitatif:

a) *Elminius modestus* n'intéresse à Arosa qu'un faible pourcentage des Littorines: moins de 1% contre presque 12% à Vigo (valeur confirmée par une série de contrôles postérieurs à 1963). Cette modeste fréquence est toutefois comparable aux fréquences constatées dans l'ensemble des localités précédemment considérées (SACCHI, 1970): 1,3% sur *L. obtusata*; 0,8 sur *L. mariae*; 1,12% au total. On doit cependant rappeler que cette balane, à Arosa, n'intéresse pratiquement jamais *L. mariae*.

b) *Janua pagenstecheri* se fixe sur 9,2% des Littorines à Arosa, contre 11,0% à Vigo; mais la distribution de ce Spirorbe montre, à Arosa, un excès pour L. *mariae* et un déficit pour *L. obtusata* vis-à-vis de la rìa méridionale. Pour la première espèce l'on observe en effet moins de 15% de coquilles avec *Janua* dans la rìa de Vigo (stat. *E*) contre 30% d'Arosa; pour *L. obtusata* ces chiffres deviennent respectivement 10,2 et 1,6%. La raison essentielle de ces contrastes réside dans le fait que les stations confinées à Zostéracées, bondées de *Janua*, sont habitées dans la rìa de Vigo (« laguna » des îles Cies) surtout par *L. obtusata*, et dans la rìa de Arosa (partie sud-ouest de l'Ensenada del Grove) surtout par *L. mariae*. Il faut pourtant tenir compte des fluctuations numériques des populations d'épibiontes. La station *C-5* dans la « lagune » des Cies a donné 12% de *L. obtusata* avec *Janua* en 1963; mais seulement 4,0% en 1967; 2,6 en 1972; 2,0 en 1976. En 1980, il n'y avait plus que de rares Littorines portant des *Janua* sur leur coquille.

Dans l'ensemble des stations étudiées par SACCHI (1970) le pourcentage des Littorines avec *Janua* était de 0,5 pour *L. obtusata,* de 1,3 pour *L. mariae*, de 0,8 pour l'ensemble des deux espèces. A l'exception toutefois de la rìa de Vigo, aucun autre secteur précédemment étudié ne possède un milieu à Zostéracées comparable à celui de la stat. *34* d'Arosa.

On doit finalement remarquer que, si l'on fait abstraction de l'intensité, c'est à dire de la fréquence locale du phénomène, l'épibiose à *Janua* et à *Elminius* est plus répandue dans la rìa de Arosa. Sur un nombre égal de stations prospectées (SACCHI, 1984) on en comptait 15 à *Elminius* en rìa de Vigo, contre 19 à Arosa; et 3 seulement contre 21 à *Janua*. Les contrôles successivement répétés à Vigo n'ont rien changé à la situation. On peut en déduire que, si des facteurs locaux encourageant l'épibiose peuvent mieux jouer dans la plus méridionale des rìas de Galice, l'environnement d'Arosa, dans son ensemble, se présente comme plus favorable.

Une comparaison relative aux Bryozoaires serait imprudente: les données en dehors d'Arosa sont peu nombreuses. Il faut toutefois noter que, même pour *Bowerbankia gracilis,* la « lagune » des îles Cies paraît s'être graduellement transformée en milieu peu propice. On y retrouvait en 1972 deux seules *L. obtusata* couvertes (en partie) par ce Cténostome. Par la suite, on n'a plus retrouvé de Littorines avec *Bowerbankia,* et le Bryozoaire est devenu plus rare sur tous les substrats où il était si répandu en 1963. C'est une réduction parallèle à celle de *J. pagenstecheri* dans le même milieu. Il est légitime de se demander si l'anthropisation de plus en plus poussée de ce petit golfe fermé, qui pullule maintenant de baigneurs pendant la bonne saison, et reçoit toute sorte de déchets, même des égouts à ciel ouvert, n'est pas une cause majeure de cette dégradation.

La fréquence plus élevée à Vigo d'*Elminius modestus* continue et même s'accentue. Dans la station *M*, par exemple, on comptait 13,2% de *L. obtusata* avec *Elminius*, sur un total de 500 adultes, en 1963 et 29,5%, sur 672, en 1972. Cette présence plus importante à Vigo est évidemment en rapport avec des conditions locales plus propices. Les grèves calmes, mais non confinées, qui conviennent à cette balane sont plus rares dans la rìa de Arosa, en raison de son hydrographie moins largement vivifiée par l'océan et de l'influence plus importante et plus répandue des milieux d'estuaire. Une bonne partie des pointes rocheuses avec la végétation à Fucacées habitée par *L. obtusata* et *L. mariae* se trouve entourée de fonds incohérents, sableux ou vaseux, tandis que les grèves les plus confinées, à hydrodynamisme moins actif, constituent, avec leur prairie à Zostéracées, un environnement défavorable à *Elminius modestus*.

7. - Considérations générales.

Les grèves sud-orientales de la rìa de Arosa, et le secteur de la côte nord-occidentale, au nord de l'Isla de Arosa, offrent des conditions favorables à l'installation de nombreuses salissures animales même sur des substrats potentiellement aussi peu recherchés que peuvent l'être les coquilles petites, lisses et bombées de *L. obtusata* et de *L. mariae.* Pour les Bryozoaires et pour *Janua pagenstecheri* l'épibiose atteint un taux particulièrement élevé, non seulement en comparaison avec la rìa de Vigo, mais également avec les autres districts précédemment étudiés. Les différentes fréquences d'épibiontes constatées entre les deux rìas ne font que souligner d'importantes divergences hydrographiques et trophiques, déjà mises en évidence par TENORE *et alii* (1982) et confirmées par la structure des peuplements et la distribution du polychromatisme des Littorines (SACCHI, 1984).

La pullulation intermaréale des salissures marines doit donc être reliée aux conditions écologiques particulières de la rìa de Arosa. Celle-ci est une baie fermée, en grande partie écartée du chenal excentrique de 50 m de profondeur, qui longe sa côte nord-ouest jusqu'à l'Isla. Ses eaux sont remarquablement eutrophisées par sa même structure hydrographique, par la présence sur ses côtes d'un dense chapelet de noyaux urbains, d'installations touristiques, d'industries alimentaires, par une surcharge en moulières flottantes et en viviers, par l'agriculture intensive des campagnes environnantes.

La présence de tant d'épibiontes, sur des surfaces en contraste assez frappant avec l'écologie rugophile d'organismes benthiques pouvant s'y installer seulement en cas de surpeuplement larvaire, est encore un indice de cette intense eutrophisation.

Remerciements. - Je remercie vivement mes éminents collègues, le Prof. A. Figueras Montfort (Instituto de Investigaciones pesqueras, Vigo) et le Dr. Ch. B. Goodhart (Zoological Department, Cambridge) qui ont bien voulu m'aider dans la rédaction des résumés espagnol et anglais.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BIANCHI C. N., MORRI C. e OCCHIPINTI A. (en prép.) - Contributo alla conoscenza del benthos intermareale nella rìa de Arosa.

FIGUERAS A. y A. junior, 1982 - La variabilidad ecomòrfica del género *Mytilus* en España - *Atti V Conv. Soc. malac. ital.*, Pavia: 109-112.

NELSON-SMITH A., 1967 - Serpules tubicoles. Catalogue des principales salissures marines, 3: 1-79.

Sacchi C. F., 1964 - Rapporti tra ecologia e policromatismo nel Prosobranco intertidale *Littorina obtusata* (L.). IV - Studio sulla Rìa di Vigo - *Arch. zool. it.*, 49: 93-127.

Sacchi C. F., 1969 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *L. mariae* Sacchi et Rast. en Galice et en Bretagne - *Inv. pesq.*, 33: 381-414.

Sacchi C. F., 1970 - Les épibiontes animaux de *Littorina obtusata* (L.) et de *L. mariae* Sacchi et Rast. (Gastropoda, Prosobranchia) - *Cahiers Biol. mar.*, 11: 43-56.

Sacchi C. F., 1984 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *L. mariae* Sacchi et Rast. dans la Rìa de Arosa, Espagne nord-occidentale. I - Caractères des peuplements, polychromatisme, rapport des sexes - *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 125: 209-232.

Southward A. J. & Crisp D. J., 1963 - Balanes. Catalogue des principales salissures marines, 1: 1-46.

Tenore K. R., Boyer L. F., Cal R. M., Corral J., Garcia-Fernandez C., Gonzalez N., Gonzalez-Gurriaran E., Hanson R. B., Iglesias J., Krom M., Lopez-Jamar E., McClain J., Pamatmat M. M., Perez A., Rhoads D. C., de Santiago G., Tjetjen J., Westrich J., Windom H. L., 1982 - Coastal upwelling in the Rìas Bajas, NW Spain: contrasting the benthic regimes of the Rìas de Arosa and de Muros - *J. mar. Res.*, 40: 701-772.